土壤石砾含量对掌叶木幼苗生长和根系特征的影响

刘天凤，谢川，郭松，李在留*

（广西大学 林学院，南宁 530004）

摘要：为探讨土壤石砾含量对珍稀濒危植物掌叶木幼苗生长和根系的影响，该研究以 1 个月生掌叶木幼苗为试验材料，进行 5 种不同土壤石砾含量（0%（CK），20%，40%，60%和 80%）盆栽试验，筛选最适宜掌叶木幼苗生长的土壤石砾含量。结果表明：（1）土壤石砾含量对掌叶木幼苗生长有极显著影响，其中幼苗苗高和地径相对增长率、叶面积、苗木质量指数、生物量（根、叶和全株）和根冠比均在土壤石砾含量为 40%时最大。（2）土壤石砾含量对掌叶木幼苗根系形态具有极显著影响，总根长和根表面积在土壤石砾含量为 40%时最大；而根系平均直径随石砾含量增加逐渐减小，当土壤石砾含量高达 80%时，根系平均直径最小。（3）土壤石砾含量对掌叶木幼苗根系拓扑结构和分形特征无显著影响，而对根系平均连接长度和分叉数有极显著影响，其中各处理根系拓扑指数（*TI*）、修正拓扑指数（*qa*，*qb*）均趋近于 1，即掌叶木幼苗根系在不同土壤石砾含量中分支模式更趋近于鱼尾形分支；根系平均连接长度随石砾含量增加先增大后减小，在土壤石砾含量 40%时最大；根系分叉数随石砾含量增加逐渐减小。（4）综合评价幼苗生长和根系形态与构型指标表明，掌叶木幼苗在 40%土壤石砾含量中地下根系和地上茎叶生长状况最好。因此，土壤添加适量石砾能促进掌叶木幼苗生长，当石砾含量为 40%时幼苗生长效果最好，苗木质量指数最高，最适宜掌叶木幼苗生长。

关键词：掌叶木幼苗，土壤石砾含量，生长指标，根系形态，根系构型

Influence of gravel content of soil on growth and root characteristics of *Handeliodendron bodinieri* seedlings

LIU Tianfeng, XIE Chuan, GUO Song, LI Zailiu*

（*Collоge of Forestry*, *Guangxi University*, Nanning 530004, China）

Abstract: In order to explore the influence of gravel content of soil on the growth and root of the rare and endangered plant *Handeliodendron bodinieri* seedlings, one month age of *H. bodinieri* seedlings were used as materials and five pot experiments with different soil gravel contents (0% (CK), 20%, 40%, 60% and 80%) were carried out and the most suitable soil gravel content for the growth of *H. bodinieri* seedlings were selected. The results were as follows: (1) The gravel content of soil were highly significant influence on the growth of *H. bodinieri* seedlings. Seedling height and ground diameter of relative growth rate, leaf area, seedling quality index, biomass (root, leaf and whole plant) and root-shoot ratio were all maximum when gravel content was 40%. (2) The gravel content of soil had a very significant influence on root morphology of *H. bodinieri* seedlings. The total root length and root surface area all reached the maximum when gravel content was 40%. However, the root average diameter decreased with the increase of the gravel content, and the minimum root average diameter was the gravel content of soil of 80%. (3) The gravel content of soil had no obvious influence on root topological architecture and fractal characteristic of *H. bodinieri* seedlings, but were very significant influence on root average link length and root forks numbers. Root topological index (*TI*), modified topological index (*qa*, *qb*) all tended to be 1 in every treatment, so the branching pattern of the roots of *H. bodinieri* seedlings was close to fishtail branching in different gravel contents of soil. The root average link length increased first and then decreased with the increase of gravel content, and reached the maximum at 40% gravel content. The root forks number of *H. bodinieri* seedlings showed a gradually decreasing growth trend with the increase of gravel content. (4) According to the results of

基金项目：国家自然科学基金（311560200）[Supported by the National Natural Science Foundation of China (31560200)]。

第一作者：刘天凤（1995-），硕士研究生，研究方向为森林培育，(E-mail)ltfltfll@163.com。

*通信作者：李在留，博士，副教授，研究方向为植物资源保护、繁育与利用等，(E-mail)lizailiu666@163.com。

comprehensive evaluation of the seedlings growth, root morphology and architecture , the *H. bodinieri* seedlings had the best growth status in the gravel content of soil of 40%. Therefore, adding a suitable amount of gravel in the soil can promote the growth of *H. bodinieri* seedlings. The seedling growth status and seedings quality index were the best under the treatment of gravel content of 40%. The gravel content of 40% is the most suitable for the growth of *H. bodinieri* seedlings.
Key words: *Handeliodendron bodinieri* seedlings, gravel content of soil, growth indexes, root morphology, root architecture

石砾是土壤中常见的固体颗粒，可通过改变土壤内部结构和理化性质影响苗木的生长发育，同样由于根系分泌物、根系共生微生物、死亡根系等作用可促进土壤的形成和发育，因此植物亦可作为石砾和土壤之间的催化剂（王邵军，2020）。植物根系对植物生长非常重要，生长环境的改变将导致植物根系形态的变化，根系长度、根表面积、根尖数以及根系分叉数等在一定程度上体现了植物根系探索土壤资源、吸收土壤养分和水分以及在土壤中的分布空间和生理代谢能力（杜明新等，2014；孙浩燕等，2014）。研究表明，不同土壤含石量对泡桐生长量有极显著影响，且土壤含石量为5%～15%时更适合泡桐生长（刘俊龙，2015）；绿宝苹果幼树在多石砾粘壤土条件下种植更为适宜（张志晓等，2016）；降香黄檀在50%石砾含量土壤中生长最佳（刘震等，2016）。因此，开展土壤石砾含量对植物幼苗生长的影响研究对促进苗木培育尤其是一些珍稀濒危植物的苗木培育具有重要意义。

掌叶木(*Handeliodendron bodinieri*)是中国特有珍稀濒危单属种孑遗植物（黄仕训等，2002），仅分布于广西、贵州以及云南交界喀斯特山区，是一种优良的石漠化治理和木本粮油树种（郭松等，2019），但掌叶木种子因富含油脂，易被动物采食，易受虫害，自然状态下更新能力极弱。因此，人工繁育对掌叶木种群扩繁、保护和适度利用意义重大。然而掌叶木种子难贮藏，易霉变，萌发率低，幼苗生长弱，繁育较困难（周洪英和张著林，2000；李樱花等，2016）。因此，本研究基于掌叶木喀斯特生境的地域性分布特点，探讨不同土壤石砾含量对掌叶木幼苗生长和根系形态、构型特征的影响，并筛选最适宜其生长的土壤石砾含量，以期为掌叶木的人工培育、种群扩繁提供科学依据，为其喀斯特石山地区造林推广和生态治理奠定科学基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于广西大学林学院苗圃（107° 19′ E，22° 12′ N）进行。以苗高为（7.5±0.5）cm，地径为（1.9±0.5）mm，主根长为（5.0±1.0）cm 的 1 个月生掌叶木幼苗为试验材料，根据前期试验基础，采用规格为 15 cm（口径）×10.6 cm（底径）×13.0 cm（高）的塑料盆栽植；土壤为喀斯特地区过筛去除石砾和枯枝落叶等杂物的壤土，pH 为 7.16，全氮含量为 5.95 $g·kg^{-1}$，全磷含量为 2.02 $g·kg^{-1}$，全钾含量为 0.28 $g·kg^{-1}$，有机质含量为 33.07 $g·kg^{-1}$，土壤田间持水量为 26.2%；石砾为石山地区石灰岩，加工成约 0.5 cm^3 的颗粒。

1.2 试验设计

试验时间为 2018 年 4 月至 2019 年 9 月，参考罗映虹等（2014）和杨昌儒等（2017）的研究方法，将土壤和石砾按照体积比配置成石砾含量为 0%（CK），20%，40%，60%和 80%的不同石砾含量土壤，并将掌叶木幼苗栽植到不同石砾含量土壤中，每盆 1 株，每个处理 15 株，重复 3 次。试验期间所有处理苗木采用统一的水肥管理。

1.3 试验方法

1.3.1 生长指标测定

在试验开始和结束时使用直尺测量苗高，游标卡尺测量地径，并计算各处理苗高和地径相对增长率。同时，在生长结束时采用手持激光叶面积仪，测定掌叶木幼苗功能叶片的叶面积。

1.3.2 根系形态、构型测定

2019 年 9 月对掌叶木幼苗进行破坏性取样，并进行根，茎和叶分离。通过根系扫描仪（Espon Perfection V700）获得根系图像，然后用 WinRHIZO 根系分析系统分析根系图像，以获得总根长，根表面积、根尖数、根系内外连接数，根系平均连接长度等根系指标。采用分形理论盒维数法获得根系分形维数和分形分度等根系构型指标（Ketipearachchi & Tatsumi，

2000)。计算根系拓扑指数 TI（$TI = \lg$ 最长根系路径内部连接总数/$\lg$ 根外部连接总数）（Fitter et al，1991）、修正拓扑指数 q_a 和 q_b（$q_a = \frac{最长根系路径内部连接总数-1-\mathrm{lb}v_0}{根外部连接总数-1-\mathrm{lb}v_0}$；$q_b = \frac{根系平均拓扑长度-1-lbv_0}{\frac{根外部连接总数+1}{2}-根外部连接总数^{-1}-lbv_0}$；$\mathrm{lb}v_0 = \ln 根外部连接总数/\ln 2$）（Oppelt et al，2001）、根系分叉数（根系分叉数=根系分枝数/总根长）（刘佳等，2010）。当 TI=1 和 TI=0 时，根系分别为鱼尾形分支和叉状分支；q_a=q_b=1，根系为鱼尾形分支；q_a=q_b=0 根系为叉状分支。

1.3.3 生物量指标测定

将各处理掌叶木幼苗茎、叶和测量后的根系分别装入信封标记后置于 105℃杀青后温度调至 85℃烘干至恒重，用天平称量样品烘干后的质量，得到各组织生物量。并计算根冠比（根冠比=（根干重）/（茎干重+叶干重））和苗木质量指数 QI（苗木质量指数 QI=总干质量/（（苗高/地径）+（茎干重/根干重）））。

1.4 数据处理及分析

采用 Excel 2010 处理数据，SPSS 24.0 进行显著性分析（显著水平为 P＜0.05），以 Duncan 法进行多重比较，并参照刘济铭等（2019）的方法进行主成分分析。图表中数据为平均值±标准误（M±SD）。

2 结果与分析

2.1 土壤石砾含量对掌叶木幼苗地上部分生长的影响

由表 1 可见，土壤石砾含量对掌叶木幼苗苗高和地径相对增长率，叶面积和苗木质量指数均具有极显著影响（P＜0.01）。其中不同处理对幼苗苗高生长影响不同，石砾含量 20%和 80%时苗高相对增长率相比 CK 有所减小，但未达到显著水平；而 40%和 60%时苗高相对增长率显著高于 CK，且在 40%时最大。各处理地径相对增长率随石砾含量增加先增大后减小，其中 20%、40%和 60%处理显著促进地径生长，80%处理下地径生长受抑制。对叶面积而言，随石砾含量增加影响作用先增大后减小，石砾含量 40%处理下叶面积显著高于 CK，而 80%处理下叶面积生长受抑制，显著低于 CK。苗木质量指数随石砾含量增加呈先增大后减小的生长趋势，其中 40%处理下苗木质量指数显著高于其余各处理。

表 1 土壤石砾含量对掌叶木幼苗地上部分生长的影响

Table 1 Influence of the ground growth of *Handeliodendron bodinieri* seedlings with different gravel content soil

石砾含量 Gravel content(%)	苗高相对增长率 Seedling height relative growth rate (%)	地径相对增长率 ground diameter relative growth rate (%)	叶面积 Leaf area (cm^2)	苗木质量指数 Seedling quality index
CK	50.208±0.631c	34.428±0.678c	53.440±0.638b	0.681±0.008bc
20	47.121±0.560c	38.920±0.348b	54.497±0.751ab	0.697±0.006b
40	68.714±0.790a	44.353±0.707a	56.333±0.719a	0.917±0.012a
60	61.375±2.157b	39.380±0.537b	55.566±0.336ab	0.658±0.001c
80	48.379±1.119c	30.143±0.144d	51.150±0.850c	0.581±0.002d
均值 Mean	55.159±1.052	37.445±0.483	54.197±0.659	0.707±0.006
P	0.000**	0.000**	0.003**	0.000**

注：同一项目不同小写字母表示不同土壤石砾含量间差异显著（P＜0.05），**表示 F 检验差异极显著（P＜0.01）；下同。

Note：Different lowercase letters in the same item indicate significant difference at 0.05 level among the different gravel content; **indicates exceedingly significant difference in F test（P＜0.01）. The same below.

2.2 土壤石砾含量对掌叶木幼苗生物量分配的影响

从表 2 可见，土壤石砾含量对掌叶木幼苗生物量（根、茎、叶和全株）和根冠比均有极显著影响（P＜0.01）。根生物量随石砾含量逐渐增加先增大后减小；相较于 CK，石砾含量 20%和 40%处理下显著促进根生物量积累，而 80%处理下显著抑制根生物量积累。对茎生物量而言，40%和 80%处理下显著抑制茎生物量积累，仅有 20%处理下显著促进其积累。相比于 CK，20%、60%和 80%处理下显著抑制叶生物量积累，而 40%处理下显著促进叶生物量积累。全株生物量随石砾含量逐渐增加先增大后减小，在石砾含量 40%处理下显著高于其余各处理。对根冠比而言，添加不同石砾含量均显著促进其增大，且在石砾含量 40%时根

冠比最大。

表 2 不同土壤石砾含量下掌叶木幼苗的生物量分配表

Table 2 Biomass distribution of *Handeliodendron bodinieri* seedlings with soil of different gravel content

石砾含量 Gravel content (%)	根生物量 Root biomass (g)	茎生物量 Stem biomass (g)	叶生物量 Leaf biomass (g)	全株生物量 Whole plant biomass (g)	根冠比 Root-shoot ratio
CK	1.424±0.007c	0.934±0.004b	0.316±0.008b	2.673±0.007c	1.140±0.009d
20	1.576±0.008b	0.967±0.006a	0.269±0.001c	2.812±0.016b	1.275±0.003b
40	1.888±0.006a	0.897±0.004c	0.465±0.01a	3.250±0.005a	1.387±0.013a
60	1.437±0.003c	0.932±0.006b	0.274±0.003c	2.643±0.003d	1.192±0.006c
80	1.374±0.01d	0.867±0.003d	0.203±0.005d	2.443±0.008e	1.284±0.011b
均值 Mean	1.540±0.007	0.919±0.005	0.306±0.005	2.764±0.008	1.255±0.009
P	0.000^{**}	0.000^{**}	0.000^{**}	0.000^{**}	0.000^{**}

2.3 土壤石砾含量对掌叶木幼苗地下根系形态的影响

由表 3 可见，不同土壤石砾含量下掌叶木幼苗总根长，根表面积，根平均直径，根尖数均存在极显著差异（P<0.01）。其中总根长和根表面积均随石砾含量增加先增大后减小，且在石砾含量 40%土壤中达到最大。根系平均直径则随石砾含量增加逐渐减小，当石砾含量 80%时，根系平均直径最小。根尖数随石砾含量逐渐增加呈先增大后减小的变化趋势，且在石砾含量 60%处理下最大，显著高于其余各处理。

表 3 不同土壤石砾含量下掌叶木幼苗根系形态特征

Table 3 Dynamics characteristics of root morphology under soil of different gravel content about *H. bodinieri* seedlings

石砾含量 Gravel content (%)	总根长 Total root length (cm)	总根表面积 Root surface area (cm^2)	根平均直径 Root average diameter (mm)	根尖数 Root forks numbers
CK	130.156±4.283c	51.157±0.577d	1.845±0.173a	315.000±13.055c
20	183.506±6.398ab	68.636±0.882c	1.723±0.153a	489.670±24.333d
40	193.396±5.482a	86.018±1.732a	1.505±0.139ab	708.330±38.702b
60	167.490±6.488b	74.035±1.155b	1.368±0.159ab	768.000±49.082a
80	85.716±4.055d	52.646±1.453d	0.951±0.122b	510.330±41.186c

2.4 土壤石砾含量对掌叶木幼苗根系构型的影响

不同土壤石砾含量下掌叶木幼苗根系拓扑结构特征如表 4 所示，幼苗根系拓扑指数 *TI* 和修正拓扑指数（q_a 和 q_b）在各处理间无显著差异（P>0.05）。*TI* 随石砾含量增加呈先增大后减小的趋势，且在 40%处理中 *TI* 最大，CK 中 *TI* 最小。随着石砾含量逐渐增加，q_a 和 q_b 呈先增大后减小再增大的趋势，其中最大 q_a 和 q_b 均为 40% 处理组，分别为 0.730，0.636；CK 中 q_a 和 q_b 均最小，分别为 0.692，0.606。各处理 *TI*，q_a 和 q_b 均趋近于 1，说明掌叶木幼苗根系在不同土壤石砾含量中分支模式更趋近于鱼尾形分支。从根系分形特征看，掌叶木根系分形维数和分形分度在不同土壤石砾含量中均无显著差异（P>0.05），但二者均随石砾含量增加呈先增大后减小再增大的趋势，均在 40%处理组中最大。另外，不同土壤石砾含量下掌叶木根系平均连接长度和分叉数存在极显著差异（P<0.01），前者随土壤石砾含量增加呈先增大后减小趋势，且 40%处理组最大；后者随石砾含量增加呈逐渐减小的趋势，且均显著低于 CK。

表 4 不同土壤石砾含量下掌叶木幼苗根系构型特征

Table 4 Dynamics characteristics of root architecture under soil of different gravel content about *Handeliodendron bodinieri* seedlings

石砾含量 Gravel content (%)	根系拓扑指 (*TI*) Root topological index	修正拓扑指数 (q_a) Modified topological index	修正拓扑指数 (q_b) Modified topological index	分形维数 Fractal dimension	分形分度 Fractal abundance	平均连接长度 Average link length (cm)	根系分叉数 Root fork number
CK	0.728±0.026a	0.692±0.022a	0.606±0.025a	1.216±0.058a	1.601±0.081a	0.756±0.048c	10.017±0.173a
20	0.769±0.003a	0.702±0.022a	0.617±0.029a	1.244±0.031a	1.624±0.044a	1.018±0.068ab	9.091±0.083b

40	0.808±0.007a	0.730±0.003a	0.636±0.016a	1.297±0.021a	1.694±0.038a	1.141±0.075a	8.639±0.187c
60	0.778±0.046a	0.694±0.036a	0.617±0.023a	1.101±0.106a	1.452±0.163a	0.954±0.042b	7.448±0.046d
80	0.774±0.078a	0.717±0.003a	0.626±0.006a	1.148±0.062a	1.515±0.083a	0.796±0.040c	7.314±0.056d

2.5 土壤石砾含量对掌叶木幼苗质量影响综合评价

为评价不同土壤石砾含量对掌叶木幼苗生长的影响，对其生长相关的 19 个指标进行主成分分析（见表 5），前 5 个主成分的累计贡献率达 90.4%，基本能反应掌叶木幼苗在不同土壤石砾含量中的生长状况。第一主成分（F1）贡献率为 39.891%，因子载荷较大的为苗高、地径相对增长率和生物量（根、叶和全株），说明 F1 主要表征了掌叶木幼苗生长指标的信息。第二主成分（F2）贡献率为 22.043%，其中茎生物量和根系分叉数载荷因子较大，说明 F2 重点表征了幼苗生长和根系构型的信息。第三（F3）、四（F4）、五主成分（F5）贡献率分别为 15.149%、7.649%和 5.667%，其中根表面积、根平均连接长度、根系拓扑指数（*TI*）的因子载荷较高，表明 F3、F4、F5 重点表征幼苗根系形态和构型特征。

基于对不同土壤石砾含量中掌叶木幼苗生长和根系特征相关指标的主成分分析结果，对不同处理下掌叶木幼苗生长效应进行综合评价（见表 6）。掌叶木幼苗在土壤石砾含量 40%中生长状况最好，综合排名第一（2.134）；在土壤石砾含量 80%中生长状况最差，综合排名得分最低（-1.310），其余土壤石砾含量中掌叶木幼苗生长状况综合得分位于二者之间，说明土壤中混入适量石砾能够促进掌叶木幼苗生长发育。

表 5 掌叶木幼苗各指标主成分分析的因子载荷

Table 5 Component matrix of the principal component analysis of each index of *Handeliodendron bodinieri* seedlings

因素 Factor	主成分 Principal compisition				
	F1	F2	F3	F4	F5
苗高相对增长率 Seedling height relative growth rate (%)	0.908	-0.146	0.148	-0.301	-0.066
地径相对增长率 Pathground diameter relative growth rate (%)	0.881	0.316	0.241	0.143	-0.125
叶面积 Leaf area (cm^2)	0.681	0.382	0.356	-0.389	0.225
根生物量 Root biomass (g)	0.912	0.168	-0.162	0.247	0.101
茎生物量 Stem biomass (g)	-0.116	0.794	0.443	0.227	-0.248
叶生物量 Leaf biomass (g)	0.883	0.313	-0.156	-0.123	0.203
全株生物量 Whole plant biomass (g)	0.903	0.321	-0.105	0.16	0.104
根冠比 Root-shoot ratio	0.669	-0.368	-0.305	0.468	0.066
总根长 Total root (cm)	0.606	0.567	0.205	-0.423	0.100
根表面积 Root surface area (cm^2)	0.607	-0.053	0.666	0.061	-0.282
根平均直径 Root average diameter (mm)	-0.661	0.368	0.267	0.26	0.255
根尖数 Root tips number	0.684	-0.466	0.483	-0.009	-0.18
根平均连接长度 Root average link length (cm)	0.457	-0.074	0.197	0.593	-0.258
根系分叉数 Root forks number	-0.016	0.908	-0.325	-0.022	0.159
根系拓扑指数(*TI*)Root topological index	0.262	-0.181	0.236	0.391	0.715
修正拓扑指数(*qa*)Modified topological index	0.437	-0.834	0.019	-0.221	0.100
修正拓扑指数(*qb*)Modified topological index	0.454	-0.706	-0.469	-0.097	0.044
分形维数 Franch dimension	0.414	0.328	-0.740	0.071	-0.166
分形丰度 Franch abundance	0.376	0.291	-0.751	-0.006	-0.219
特征值 Eigen value	7.579	4.188	2.878	1.453	1.077
贡献率 Contribution rate (%)	39.891	22.043	15.149	7.649	5.667
累计贡献率 Cumulative Contribution rate (%)	39.891	61.934	77.083	84.732	90.400

表 6 不同土壤石砾含量下掌叶木幼苗生长效应的综合评价

Table 6 Conprehensive evaluation on growth of *H. bodinieri* seedlings under soil of different gravel content

石砾含量 Gravel content (%)	F1	F2	F3	F4	F5	综合得分 Comprehensive score	综合排名 Comprehensive order

0	0.912	-1.804	0.477	-1.722	-0.293	-0.122	3
20	-1.698	-2.540	0.770	1.020	0.105	-1.147	4
40	3.058	1.752	1.541	0.649	0.701	2.134	1
60	1.711	0.321	-2.359	0.637	-0.750	0.445	2
80	-3.983	2.271	-0.428	-0.584	0.237	-1.310	5

3 讨论

3.1 土壤石砾含量对掌叶木幼苗生长的影响

珍稀濒危植物掌叶木是西南喀斯特石山地区特有的喜钙树种（Leng et al，2020），同时也是一种多功能潜力树种，对石山生境具有一定的适应性和依赖性，是喀斯特石山地区造林推广和生态治理的理想物种。研究表明，植物根系分泌物中的有机酸以及其呼吸作用产生的无机酸能够影响岩石的风化速率，加快养分释放（王邵军，2020）。不同土壤石砾含量对掌叶木幼苗的生长和生物量分配均具有极显著影响，表现在苗高、地径和叶面积均随石砾含量增加先增大后减小，且均在石砾含量 40%土壤中达到最大值，这可能是由于根系分泌物的分泌促进了石砾的风化，加快了养分的释放，从而促进了掌叶木幼苗生长，这与罗映虹等（2014）的研究结果类似。此外，Mokany 等（2006）和龙毅等（2015）认为植物能通过增大地下生物量的分配，增加根冠比获取有限资源以适应逆境，本试验中，随石砾含量增加，土壤资源逐渐减少，掌叶木幼苗为生存，将更多生物量分配到根系，以探寻更多土壤资源，只是其探寻能力有限，故其根生物量与根冠比均先增加后减小，但各处理根生物量均大于地上部分生物量。

3.2 土壤石砾含量对掌叶木幼苗根系形态的影响

掌叶木幼苗总根长、根表面积和根尖数均随石砾含量增加呈先增大后减小的变化趋势，这可能是由于土壤透气性和透水性增强，促进了苗木根系的生长，而石砾添加过多时，土壤含量过少，不足以提供苗木生长所需而抑制苗木生长；其中总根长和根表面积均在 40%石砾含量土壤中最大，而根尖数在 60%石砾含量土壤中最大，说明 40%石砾含量土壤有利于掌叶木幼苗根系对土壤资源的探索和养分、水分的吸收，而 60%石砾含量土壤则更有利于根系的生理代谢活动，因此适量石砾具有促进掌叶木根系发育的作用，这与倪周游等（2018）的研究结果类似。此外，随石砾含量不断增加，掌叶木幼苗根系表现出直径逐渐减小，活跃性逐渐增加的环境变化适应性，这与 Yuan 和 Chen（2010）的结论一致。

3.3 土壤石砾含量对掌叶木根系构型的影响

植物根系拓扑结构特征决定了根系在土壤中的空间分布，同时也影响着根系对营养的吸收和能量的固定（周元满等，2013）。不同石砾含量土壤中掌叶木幼苗根系拓扑指数（*TI*）和修正拓扑指数（q_a，q_b）均趋近于 1，即根系分支模式趋近于更好适应贫瘠土壤环境的鱼尾形分支，这与单立山等（2012）的研究结果相似。其中，40%石砾含量土壤中掌叶木幼苗根系拓扑指数（*TI*）和修正拓扑指数（q_a，q_b）均最大，说明该处理下其根系垂直向土层中延伸能力最强，从土壤中吸收养分和水分的能力亦最强，这可能是掌叶木能够在喀斯特生境中生存的一大原因。根系分形维数、分形分度分别表征根系发育的差异性和对空间的占有能力（Pierce et al，2013），本研究中，40%石砾含量土壤中掌叶木幼苗根系分形维数和分形分度均最大，表现在其根系分支数最多，发育状况最好，占有土壤空间和竞争营养的能力最强，与陈吉虎等（2006）的研究结果一致。

根系平均连接长度和根系分叉数反映了根系在土壤中的分布空间、延伸范围和对土壤资源的利用能力（孙浩燕等，2014）。本研究中，从 CK 至 40%石砾含量处理中掌叶木幼苗根系平均连接长度逐渐增大，根系分叉数则逐渐减小，二者之间呈现出“此消彼长”的趋势，这可能是因为随着石砾含量增加，掌叶木幼苗根系为适应土壤资源贫瘠的环境，通过增加根系平均连接长度、减少根系分叉数来减少根系内部对营养物质的竞争并扩大根系在贫瘠土壤中的有效空间范围，这与张伟涛等（2017）研究结果一致。

4 结论

土壤添加适量石砾能促进掌叶木幼苗生长，其中幼苗苗高和地径相对增长率、叶面积、生物量（根、叶和全株）、苗木质量指数、总根长、根表面积、平均连接长度、根系拓扑结构和分形特征等指标均在石砾含量为 40%土壤中最大；且综合评价幼苗生长、根系形态和

构型指标表明，掌叶木幼苗在 40%石砾含量土壤中地下根系和地上茎叶生长状况最好。因此，土壤 40%石砾含量处理下掌叶木幼苗生长效果最好，苗木质量指数最高，可为今后掌叶木的人工培育、种群扩繁及其在喀斯特石山地区造林推广和生态治理提供科学依据。

参考文献：

CHEN JH, YU XX, YOU XL, et al., 2006. Fractal characteristics of *Tilia tomentosa*'s root system under different water conditions[J]. Sci Soil Water Conserv, 4(2): 71-74. [陈吉虎，余新晓，有祥亮，等，2006. 不同水分条件下银叶椴根系的分形特征[J]. 中国水土保持科学，4(2)：71-74.]
DU MX, ZHOU XR, ZHOU ZY, et al., 2014. Vertical root distribution characteristics of *Amorpha fruticosa* on southern Mu Us Sandy Land[J]. Acta Pratacul Sin, 23(2): 125-132. [杜明新，周向睿，周志宇，等，2014. 毛乌素沙南缘紫穗槐根系垂直分布特征[J]. 草业学报，23(2)：125-132.]
FITTER A H, STICKLAND T R, HARVEY ML, et al., 1991. Architectural analysis of plant root systems 1. Architectural correlates of exploitation efficiency[J]. N Phytol, 118(3): 375-382.
GUO S, LI ZL, XUE JH, et al., 2019. Establishment and optimization of comprehensive evaluation model for seed and seed oil traits of *Handeliodendron bodinieri*[J]. Trans Chin Soc Agric Eng, 35(6): 314-322. [郭松，李在留，薛建辉，等，2019. 掌叶木种子及其籽油性状综合评价模型构建和优选[J]. 农业工程学报，35(6)：314-322.]
HUANG SX, LUO WH, TANG WX, et al., 2002. Study on the adaptability of the rare and threatened limestone plants ex-situ conservation[J]. Guihaia, 22(2): 136-139. [黄仕训，骆文华，唐文秀，等，2002. 石山稀有濒危植物迁地保护适应性研究(简报)[J]. 广西植物，22(2)：136-139.]
KETIPEARACHCHI KW & TATSUMI J, 2000. Local fractal dimensions and multifractal analysis of the root system of legumes[J]. Plant Prod Sci, 3(3): 289-295.
LI YH, GUO S, LI ZL, et al., 2016. Seed coat obstacle and endogenous inhibitory activity of various parts of *Handeliodendron bodinieri* seed[J]. Guihaia, 36(04): 443-448+470. [李樱花，郭松，李在留，等，2016. 掌叶木种皮障碍及种子各部位内源抑制活性的研究[J]. 广西植物，36(4)：443-448+470.]
LIU J, XIANG WH, XU X, et al., 2010. Analysis of architecture and functions of fine roots of five subtropical tree species in Huitong, Hunan Province, China[J]. Chin J Plant Ecol, 34(08): 938-945. [刘佳，项文化，徐晓，等，2010. 湖南会同 5 个亚热带树种的细根构型及功能特征分析[J]. 植物生态学报，34(8)：938-945.]
LUO YH, ZHOU JH, LIi YP, et al., 2014. Effects of tephra gravel content on growth of flue-cured tobacco at seedling stage[J]. J S Agr, 45(004): 570-574. [罗映虹，周冀衡，李永平，等，2014. 火山灰石砾含量对烤烟苗期生长的影响[J]. 南方农业学报，45(4)：570-574.]
LONG Y, MENG FD, WANG CS, et al., 2015. Above-and below-ground biomass distribution of main alpine meadow plants and impact of degradation on root/shoot ratio and root area[J]. Guihaia , 35(4): 532-538. [龙毅，孟凡栋，王常顺，等，2015. 高寒草甸主要植物地上地下生物量分布及退化对根冠比和根系表面积的影响[J]. 广西植物，35(4)：532-538.]
LIU JM, CHEN Z, SUN CW, et al., 2019. Variation in fruit and seed properties and comprehensive assessment of germplasm resources of the genus *Sapindus*[J]. Sci Silv Sin, 55(6): 44-54. [刘济铭，陈仲，孙操稳，等，2019. 无患子属种质资源种实性状变异及综合评价[J]. 林业科学，55(6)：44-54.]
LIU JL, 2015. Germplasm resource collection of *Paulownia* fortune and induction and cultivation techniqunes in hilly areas[D]. Anhui hefei: Anhui Agr Univ: 1-53.[刘俊龙，2015. 泡桐种质资源收集及丘陵岗地引种栽培技术研究[D]. 安徽合肥：安徽农业大学：1-53.]
Leng XH, Xue L, Wang J, et al., 2020. Physiological responses of *Handeliodendron bodinieri* (Levl.) Rehd. to exogenous calcium supply under drought stress[J]. Forests, 2020, 11(1): 69.
LIU Z, YU SZ, CHEN H, et al, 2016. Effects of cultivation medium with different gravel contents on growth and physiology indexes of *Dalbergia odorifera* seedlings[J]. Hubei Agric Sci, 55(19): 4941-4944+5038. [刘震，玉舒中，陈欢，等，2016. 不同石砾含量栽培基质对降香黄檀幼苗生长及生理指标的影响[J]，湖北农业科学，55(19)：4941-4944+5038.]
MOKANY K, RAISON RJ, PROKUSHKIN AS, et al., 2006. Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes[J]. Glob Change Biol, 12(1): 84-96.
NI ZY, YANG ZD, YANG CR, et al., 2018. Effects of simulated extreme stony desertification on

the spatial distribution of *Dalbergia odorifera* root system[J]. Hubei Agric Sci, 57(5): 67-70. [倪周游，杨振德，杨昌儒，等，2018. 模拟极端石漠化土壤条件对降香黄檀根系空间分布的影响[J]. 湖北农业科学，57(5)：67-70.]
OPPELT AL, KURTH W, GODBOLD DL, et al., 2001. Topology, scaling relations and Leonardo's rule in root systems from African tree species[J]. Tree physiol, 21(2-3): 117-28.
PIERCE SC, KOONTZ MB, PEZESHKI SR, et al., 2013. Response of *Salix nigra* [Marsh.] cuttings to horizontal asymmetry in soil saturation[J]. Environ Exp Bot, 87: 137-147.
SAN LS, LI Y, DONG QL, et al., 2012. Ecological adaptation of *Reaumuria soongorica* root system architecture to arid environment[J]. J Desert Res, 32(5): 1283-1290. [单立山，李毅，董秋莲，等，2012. 红砂根系构型对干旱的生态适应[J]. 中国沙漠，32(5)：1283-1290.]
SUN HY, LI XK, REN T, et al., 2014. Effects of fertilizer in shallow soils on growth and distribution of rice roots at seedling stage[J]. Sci Agric Sin, 47(12): 2476-2484. [孙浩燕，李小坤，任涛，等，2014. 浅层施肥对水稻苗期根系生长及分布的影响[J]. 中国农业科学，47(12)：2476-2484.]
WANG SJ, 2006. Key ecological issues in plant-soil feedback: Pattern, process and mechanism[J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed, 44(2): 1-9. [王邵军，2020. “植物-土壤”相互反馈的关键生态学问题:格局、过程与机制[J]. 南京林业大学学报(自然科学版)，44(2)：1-9.]
YUAN ZY & CHEN HYH, 2010. Fine root biomass, production, turnover rates, and nutrient contents in boreal forest ecosystems in relation to species, climate, fertility, and stand age: Literature review and meta-analyses[J]. Crit Rev Plant Sci, 29(4): 204-221.
YANG CR, LIU Z, NI ZY, et al., 2017. Effects of cultivation medium with different gravel contents on physiological indexes of *Dalbergia odorifera* seedlings[J]. Hubei Agric Sci, 56(17): 3287-3291. [杨昌儒，刘震，倪周游，等，2017. 不同石砾含量栽培基质对降香黄檀生理指标的影响[J]. 湖北农业科学，56(17)：3287-3291.]
ZHANG WT, ZHAO CZ, SONG QH, et al., 2017. Trade-off between root forks and link length of *Potentilla acaulis* in degraded alpine grassland[J]. Acta Ecol Sin, 37(24): 8518-8525. [张伟涛，赵成章，宋清华，等，2017. 高寒退化草地星毛委陵菜根系分叉数和连接长度的关系[J]. 生态学报，37(24)：8518-8525.]
ZHOU YM, HUANG JJ, LIU ZM, et al., 2013. Study on spatial connection and fractal characteristics of prop roots of natural *Rhizophora stylosa*[J]. For Res, (3): 95-101. [周元满，黄剑坚，刘志美，等，2013. 天然红海榄支柱根的空间连接与分形表征[J]. 林业科学研究，26(3)：95-101.]
ZHANG ZX, WANG Y, ZHENG X, et al., 2016. Research on the suitability of bramley young treesto different soil conditions[J]. Tianjin Agric Sci, 22(3): 107-110. [张志晓，王燕，郑鑫，等，2016. 绿宝苹果幼树对不同土壤条件适应性的研究[J].天津农业科学，22(3)：107-110.]
ZHOU HY, ZHANG ZL, 2000. Sexual reproduction test and observation of *Handeliodendron bodinieri*[J]. Guizhou For Sci Technol, (4): 30-33 [周洪英和张著林，2000.掌叶木有性繁殖试验与观察. 贵州林业科技，(4)：30-33.]